



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas -Programa de Magíster en Ciencias (m)
Zoología

**Origen de la diversidad de la familia Furnariidae en Sudamérica: una aproximación
macroevolutiva**

Tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias mención Zoología

Oscar Esteban Inostroza Michael
CONCEPCIÓN-CHILE
2015

Profesor Guía: Cristián E. Hernández Ulloa
Profesor Co-Guía: Enrique Rodríguez Serrano
Dpto. de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

Dedicada a la memoria de Oscar Inostroza Rojas

Q.E.P.D.



AGRADECIMIENTOS

Agradezco de todo corazón a cada una de las personas que han participado directa o indirectamente en las diferentes partes de este proceso de formación personal y académica, y que de una u otra forma hicieron posible el desarrollo de este trabajo. En primer lugar agradezco a mi madre; Herta, porque a pesar de la dura situación económica que tuvimos que atravesar después de la muerte de mi padre y con tres hijos acuesta, siempre estuvo para apoyarme y para proporcionarme los medios necesarios para desarrollar mi vocación de Biólogo. A mis hermanos Angela, Sebastian, y mi pequeño sobrino Augustito, porque me han dado la inspiración necesaria para tratar de ser más que un mejor científico, ser un mejor hermano, hijo y tío. Indudablemente, no puedo dejar de agradecer a mi querida Nicolita por ser mi compañera incondicional a pesar de mi odiosa forma de ser, gracias por siempre apoyarme y confiar en mí y en mis capacidades, a pesar de que muchas veces ni yo mismo confié en ellas. También agradecer a su familia, los Ancalipe-Hidalgo, ya que más que ser la familia de mi polola, pasaron a ser parte de mi familia. Así que agradezco a Tío Felipe “Globito” Ancalipe, Tía “Titi” Hidalgo, Constanza “Topo” Ancalipe, Barbara “Pony” Ancalipe, y al infaltable Pedro “Drope del 8” Meza, gracias por tanto y por todo.

También agradezco a mis amigos de toda la vida, Marcos Fuentes y Alan Morales, quienes han crecido junto a mí, y han creído en mí quizás más de lo que yo lo hago. Asimismo agradezco a mis compañeros de pregrado, del laboratorio de Ecología Evolutiva y Filoinformática y del departamento de Zoología; quienes pasaron a ser amigos, gracias por tan útiles reuniones y discusiones académicas y otras no tanto: Gabriel Cruz, Pablo Fernández, Jorge “Tinti” Avaria, Reinaldo “Perro Choco” Rivera, Don Erwin Barria, Sandra Sampertegui, Cristian “Charlie” Muñoz, Álvaro “Bigote” Zuñiga, Cristian “Chacales” Canales, Carlos Zamora, Heidy Villalobos, Anna Suuronen, y especialmente a Garen Guzmán (Persona favorita).

Agradezco particularmente quienes tuvieron la titánica tarea de guiarme durante mi formación como Magister en Ciencias mención Zoología, quien más que ser meros tutores académicos, muchas veces se comportaron como amigos, padres, psicólogos, prestamistas, paño de lágrimas y un sin número de etcéteras, enseñándome mucho más que conocimientos técnicos, sino que a como ser un hombre de bien. Por esto y muchas cosas más, agradezco a Cristián E. Hernández y Enrique “Sequin” Rodríguez.

Finalmente quiero agradecer a la Comisión Nacional de Ciencia y Tecnología (CONICYT) por financiar gran parte de mis estudios de Magister y mi mantención en este, otorgándome la Beca para Magister durante los dos años de programa. También agradezco al Dr. Alberto P. Larraín Prat, ya que gracias a su gestión cuando estuvo a cargo de la vicerrectoría de asuntos económicos de la UdeC, pude ingresar a este programa.

TABLA DE CONTENIDOS

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN.....	5
HIPÓTESIS	14
OBJETIVOS.....	15
MATERIALES Y MÉTODOS.....	16
RESULTADOS	20
DISCUSIÓN.....	25
BIOBLOGRÁFIA	31
MATERIAL SUPLEMENTARIO	40



LISTA DE TABLAS

TABLA 1.	Resultados del ajuste de modelos de diversificación	22
	Rango-Dependientes.	



LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1. Representación esquemática de las hipótesis evaluadas.....10
en esta tesis.
- FIGURA 2. Distribución espacial de la riqueza de especies de la familia.....13
Furnariidae en Sudamérica.
- FIGURA 3. Distribución espacial de los clústeres con mayor riqueza de.....23
especies que la esperada por azar y sus modelos de diversificación.
- FIGURA 4. Relación entre el tiempo de origen y la riqueza de especies.....24
para la familia Furnariidae



RESUMEN

Determinar los procesos y factores que generan y mantienen la biodiversidad son cuestiones centrales en ecología y biología evolutiva. Particularmente importante es explicar las asimetrías espaciales de la distribución de la biodiversidad, dentro de las cuales destacan los puntos calientes de biodiversidad (PCB)

La región Neotropical es una de las regiones más biodiversas del planeta, cuya diversidad se encuentra distribuida principalmente en los denominadas PCB, presentando 5 de los 35 descritos a la fecha. El origen de la biodiversidad Neotropical ha sido atribuido en gran parte a los ciclos recurrentes de aridez-humedad causados por las glaciaciones ocurridas durante el Pleistoceno. Sin embargo, diversos estudios han mostrado que la gran diversidad de esta región se generó previo al periodo Pleistocénico, y que los mayores eventos de diversificación ocurrieron durante el Neógeno, promovidos por las reorganizaciones geológicas ocurridas y sus efectos sobre el clima regional. A esta escala espacial (escala regional), los procesos macroevolutivos de especiación, extinción y dispersión son las causas últimas de los patrones actuales de distribución de especies.

Al respecto, han sido propuestas 5 hipótesis generales, las cuales podrían dar cuenta de la diferencia entre zonas con alta y baja riqueza de especies: 1) Hipótesis de Dispersión Pura; 2) Hipótesis de Fuente-Sumidero Macroevolutivo; 3) Hipótesis Fuera de los Trópicos; e 4) Hipótesis de Wallace. Alternativamente (aunque no de forma exclusiva), áreas geológicamente más antiguas podrían haber tenido más tiempo para acumular diversidad que áreas más recientes, lo cual es postulado por la hipótesis de 5) Tiempo para Especiar. Sin embargo, estas hipótesis no han sido contrastadas simultáneamente de forma de evaluar las causas fundamentales de asimetrías espaciales de la riqueza de especies de clados Neotropicales.

En esta tesis, se contrastaron estas hipótesis, considerando las relaciones filogenéticas de las especies Neotropicales pertenecientes a la familia de aves Furnariidae (Aves, Passeriformes), en conjunto con análisis espaciales de Puntos Calientes y modelos de diversificación Rango-Dependientes, para evaluar en primer lugar, la presencia y extensión de Punto Calientes de Riqueza de Especies (PCRE) y posteriormente las dinámicas macroevolutivas que subyacen a la diversidad de esta familia.

Los resultados de los análisis espaciales indican la presencia conspicua de tres PCRE: 1) PCRE Norandino-Amazónico, 2) PCRE Centro Andino, y 3) PCRE Bosque Atlántico-Chaco. Los resultados obtenidos por medio de la utilización de modelos de diversificación rango-dependiente indican que los tres PCRE observados para la familia Furnariidae muestran evidencia para dos dinámicas macroevolutivas distintas (*i.e.* Hipótesis de Fuente-Sumidero e Hipótesis de Wallace), soportando así que procesos de especiación y dispersión (Hipótesis de Fuente-Sumidero) dan cuenta de la biodiversidad presente en el PCRE Norandino-Amazónico, mientras que para los PCREs Centro Andino y Bosque Atlántico-Chaco, un modelo que involucra solamente asimetrías en las tasas de extinción y dispersión entre estas zonas y áreas fuera de éstas (*i.e.* Hipótesis de Wallace), explicaría los patrones de concentración de riqueza de especies.

Estos resultados muestran que el origen de los patrones de riqueza de especies para este clado Neotropical es espacialmente idiosincrásico y está relacionado a diferentes procesos geológicos y climáticos ocurridos durante los últimos 30 Ma que han afectado heterogéneamente a la región Neotropical.

PALABRAS CLAVES: Riqueza de Especies, Método Comparativo, Análisis Espaciales, Neotrópico, Tasas de Diversificación, Puntos Calientes de Biodiversidad.

ABSTRACT

To determine processes and factors that generate and maintain biodiversity are central issues in ecology and evolutionary biology, particularly important is explain the spatial asymmetries in biodiversity distribution, which are particularly important the Biodiversity Hotspots (BH).

The Neotropical Region in one the most diverse region on the earth, which diversity is manly distributed in the so called BH, showing 5 of the 35 PCB currently described. The origin of the Neotropical biodiversity has been largely attributed to the recurrent aridity-humidity cycles caused by the glaciations occurred during the Pleistocene. However, several studies has showed that the great diversity of this region was generated much earlier to Pleistocene, and that the diversification major events occurred during the Neogene, promoted mainly by the geological rearrangements and its effects on the regional climate. At this spatial scale (regional scale), the macroevolutionary processes of speciation, extinction and dispersal are the ultimate causes of the current patterns of the species distribution. However, the relative importance of each of these is unclear.

In this regards, have been proposed 5 general hypotheses, which could account for the difference between areas with high and low species richness: 1) Pure Dispersal Hypothesis; 2) Macroevolutionary Source-Sink Hypothesis; 3) Out of Tropics Hypothesis; and 4) Wallace Hypothesis. Alternatively (although not exclusively), geologically older areas would have had more time to accumulate diversity that younger areas, as stated in the 5) Time-for-Speciation Hypothesis. However, all these hypotheses have not been simultaneously contrasted in order to evaluate the underlying causes for the spatial asymmetries in species richness of Neotropical clades.

In this thesis, we contrasted all these hypotheses, considering the phylogenetic relationships of the Neotropical species pertaining to the family Furnariidae (Aves, Passeriformes), along with hot spots spatial analyses and range-dependent diversification models, to evaluate the presence and extension of BH, and then, the macroevolutionary dynamics underlying to the diversity of this family.

The results of spatial analyses indicate the presence of three Hotspots of Species Richness (HSR): 1) Norandean-Amazonic HSR, 2) Central Andean HSR, and 3) Atlantic

forest-Chaco HSR. The results obtained through range-dependent diversification models, indicate that the three HSR observed for Furnariidae showed evidence for two macroevolutionary dynamics (*i.e.* Macroevolutionary Source-Sink Hypothesis and Wallace Hypothesis), supporting that speciation and dispersal account for the biodiversity of the Norandean-Amazonic HSR, while that for the Central Andean and Atlantic Forest-Chaco HSR, a model that involved spatial asymmetries in the extinction and dispersal rates could explain the concentration patterns of species richness in these regions.

These results shows that the origin of the species richness patterns for this Neotropical clade is spatially idiosyncratic and is related to the several geological and climatic processes and occurred during the last 30 Ma, which have affected heterogeneously to the Neotropical Region.

KEYWORDS: Species Richness, Comparative Method, Spatial Analyses, Neotropic, Diversification Rates, Biodiversity Hotspots



INTRODUCCIÓN

Determinar cuáles son los procesos y factores que generan y mantienen la biodiversidad es una cuestión fundamental en ecología y biología evolutiva, particularmente aquellos que explican por qué la biodiversidad no está uniformemente distribuida en el espacio (Cracraft, 1985, Ricklefs 1987; Jablonsky *et al.*, 2006; Roy & Golberg, 2007). El Neotrópico, particularmente en su porción Sudamericana, es una de las regiones más diversa del Planeta. Esta biodiversidad se encuentra principalmente distribuida en los denominados *Hotspots* o Puntos Calientes de Biodiversidad (PCB; Myers, 1989, Myers *et al.*, 2000). Los PCB corresponden a áreas relativamente pequeñas, con gran concentración de especies de vertebrados y plantas vasculares, caracterizadas por un alto grado de endemismo y por estar significativamente amenazadas por pérdida de hábitat o en peligro de destrucción (Myers, 1989, 1990, 2003; Myers *et al.*, 2000; Medail & Quezel, 1997). Estos han sido clasificados como tales en base a dos criterios principales: 1) contener al menos 1500 especies endémicas de plantas vasculares (cerca de un 0.5% del total de especies de plantas vasculares descritas), y 2) haber sufrido la pérdida de al menos un 70% de superficie de sus hábitats originales (Myers *et al.*, 2000). Por lo tanto, este es un concepto basado en área, en donde los factores principales que determinan si un área determinada corresponde a un PCB son: número total de especies (riqueza de especies), el número de especies únicas (endemismo) y el número de especies amenazadas (amenaza de extinción). Sin embargo, ha sido mostrado que estos tres atributos de la biodiversidad no son geográfica ni taxonómicamente coincidentes a escalas regionales (Prendergast *et al.*, 1993; Pressey *et al.*, 1993; Virolainen *et al.*, 2000; Bonn *et al.*, 2002; Orme *et al.*, 2005; Williams *et al.*, 2006; Jenkins *et al.*, 2013). Por ejemplo, Orme *et al.* (2005) utilizando una base de datos global de distribución de todas las aves descritas, muestran que solo el 2.5 % de las áreas clasificadas como PCB son comunes en los tres atributos y que más del 80% de los PCB son idiosincrásicos. Sugiriendo de esta manera, que diferentes mecanismos y/o procesos son responsables de los patrones geográficos de los diferentes aspectos de la biodiversidad, los cuales probablemente están relaciones a diferentes aspectos topográficos a gran escala (Orme *et al.*, 2005).

El origen y mantención de la biodiversidad Neotropical y de sus regiones de alta riqueza de especies (desde aquí en adelante PCRE) ha sido principalmente estudiada en una

escala temporal reciente (*i.e.* desde el Pleistoceno). En este contexto, una de las hipótesis clásicas que ha sido planteada para explicar la alta diversidad existente en el Neotrópico, es la denominada Hipótesis de Refugios (Haffer, 1969). Esta hipótesis postula que los ciclos de aridez-humedad producto de las glaciaciones Plio-Pleistocénicas, son los principales moduladores de la alta biodiversidad observada en esta región. Sin embargo, esta hipótesis ha sido desestimada por abundante evidencia paleoclimática y particularmente por la proveniente de dataciones moleculares (*e.g.* Rull, 2008, 2011; Hoorn *et al.*, 2010), la cual indica que gran parte de la biodiversidad actual del Neotrópico, fue originada mucho antes del Pleistoceno. Más aún, recientemente ha sido documentado que inclusive a nivel intraespecífico, como es el caso de la alta diversidad genética exhibida por individuos de la especie *Cephaloflexa bergi* (Platyhelminthes, Tricladida), presente en el PCB del Bosque Atlántico, fue alcanzada mucho antes del periodo Pleistocénico (Álvarez-Presas *et al.*, 2014). Soportando de este modo, que los mayores eventos de diversificación podrían haber ocurrido mucho antes, durante el Neógeno y que fueron promovidos principalmente por grandes procesos geológicos (Rull, 2008, 2011; Hoorn *et al.*, 2010).

Por lo tanto, para entender el origen de regiones altamente diversas, es necesaria la adopción de un enfoque espacial, temporal y taxonómico amplio. En esta escala de análisis (escala regional), la interacción de los procesos macroevolutivos de especiación, extinción y dispersión, es la causa última de los patrones actuales de la distribución espacial de la biodiversidad (Ricklefs, 1987, Jablonski *et al.*, 2006; Roy & Golberg, 2007). Se ha propuesto 4 hipótesis generales centradas en la interacción y asimetrías entre los procesos de especiación, extinción y dispersión, las que podrían dar cuenta de la diferencia entre zonas con alta y baja riqueza de especies (“hipótesis de asimetría en tasas”): 1) Hipótesis de Dispersión Pura; 2) Hipótesis de Fuente-Sumidero Macroevolutivo; 3) Hipótesis Fuera de los Trópicos, y 4) Hipótesis de Wallace (Roy & Golberg, 2007). Estas hipótesis sugerirían que la alta concentración de riqueza de especies presente en determinadas regiones, sería resultado de variaciones espaciales en las tasas de diversificación y/o dispersión, en donde los PCRE tendrían mayores tasas de diversificación neta (especiación menos extinción) y/o mayores tasas de dispersión hacia estos. **La Hipótesis de Dispersión Pura** (Fig. 1A) se basa en el supuesto de que las condiciones ambientales son los principales determinantes en los procesos de dispersión y colonización de áreas (Roy & Golberg, 2007). En este sentido, la

gran concentración de especies presentes en determinadas regiones, sería el resultado del movimiento preferencial, en tiempo geológico, de taxa hacia estas zonas, las que serían capaces de albergar una mayor cantidad de especies. Estas zonas de alta diversidad podrían estar caracterizadas por poseer altos niveles de energía (Currie, 1991) o por alguna otra característica que permite la coexistencia de un mayor número de especies (Allen *et al.*, 2002). Esta hipótesis es modelada considerando el caso de dos áreas: **A** (región con alta riqueza de especies; PCRE) y **B** (región más pobre en riqueza de especies; toda zona fuera de PCRE), en las cuales las tasas de especiación (**S**) y extinción (**X**) son iguales entre ambas áreas ($S_A = S_B$ y $X_A = X_B$), pero después que se originan las especies, estas tienden a dispersarse (tasas de dispersión, **D**) preferencialmente hacia **A** ($D_A \ll D_B$). Por su parte, **La Hipótesis de Fuente-Sumidero Macroevolutivo** (Fig. 1B) se basa en el hecho de que ciertas regiones del planeta representan centros de origen; los cuales corresponden a áreas en donde las especies y jerarquías taxonómicas mayores se han originado, y son caracterizadas por altas tasas de especiación, comportándose como Fuentes Macroevolutivas (Roy & Golberg, 2007). Luego, desde estas áreas Fuentes, los taxa expanden sus rangos de distribución hacia regiones con tasas de especiación mucho menores, las cuales son conocidas como Sumideros Macroevolutivos (Golberg *et al.*, 2005), estableciendo esta dinámica de Fuente-Sumidero Macroevolutiva (Roy & Golberg, 2007). De acuerdo a lo anterior, la asimetría en riqueza de especies entre zonas altamente diversas y zonas fuera de estas, sería una función de la magnitud de las tasa de especiación en los PCRE y de la tasa a la cual las especies expanden sus rangos de distribución fuera de estos. En términos de modelamiento matemático, esta hipótesis puede ser parametrizada de la siguiente manera: $S_A \gg S_B$; $X_A = X_B$ y $D_A \gg D_B$. Cabe mencionar que esta caracterización de la dinámica de Fuente-Sumidero está basada en lo propuesto por Golberg *et al.* (2005), caracterización que es diferente a la hipótesis de Fuente-Sumidero desarrollada en términos ecológicos (Pulliam, 1988), en la cual las zonas consideradas sumideros se caracterizan además por presentar una alta tasa de extinción local.

La Hipótesis Fuera de los Trópicos (Fig. 1C), propuesta por Jablonski *et al.* (2006) fue desarrollada en un intento de resolver la dicotomía propuesta por Stebbins (1974), para quien las zonas ricas en especies se comportan exclusivamente, ya sea como Cunas (*i.e.* zonas con altas tasas de especiación) o como Museos de biodiversidad (*i.e.* zonas con bajas tasas de extinción). Sin embargo, en la hipótesis propuesta por Jablonski *et al.* (2006) no se considera

la existencia de tal dicotomía, sugiriendo que las zonas más ricas en especies (en su formulación original, los Trópicos) se comportan como cunas y museos de biodiversidad a la vez (Jablonski *et al.*, 2006). Esta hipótesis viene a explicar observaciones realizadas en el contexto del estudio del gradiente latitudinal en riqueza de especies (GLRE), basadas en el registro fósil (Flessa & Jablonski, 1996; Goldberg *et al.*, 2005), datos paleontológicos del tiempo, región de la origen de taxa (Jablonski, 1993; Jablonski *et al.* 2006), y relaciones filogenéticas de algunos taxa (Judd *et al.*, 1994; McKenna & Farrell, 2006). Estas que sugieren que el GLRE es resultado del origen preferencial de los taxa en latitudes tropicales, los cuales permanecen en estas latitudes durante periodos de tiempo prolongado (tiempo geológico), y solo algunas especies dentro de estos taxa expanden sus rangos de distribución hacia latitudes altas (especies puente; Jablonski *et al.*, 2013). Por lo tanto, este modelo es una variante del modelo de Fuente-Sumidero Macroevolutivo, en la cual el área Fuente se caracteriza además por bajas tasas de extinción. Esta hipótesis puede ser modelada de la siguiente manera: $S_A \gg S_B$; $X_A \ll X_B$ y $D_A \gg D_B$. Por lo tanto, este modelo sugiere que la alta riqueza de especies observada en los PCRE es resultado de altas tasas de especiación y bajas tasas de extinción, y que, solo algunas especies expanden sus rangos de distribución hacia zonas fuera de estos. Finalmente, dentro de las hipótesis que involucran asimetrías en las tasas de diversificación y/o dispersión, se encuentra la **Hipótesis de Wallace**. Esta hipótesis está basada en las ideas de Wallace (1878) acerca del origen del GLRE, quien argumentó que este gradiente es el legado de cambios climáticos ocurridos en el pasado. La idea general de esta hipótesis es que ciertas regiones del planeta; con una historia geológica y climática más larga y estable han tenido una mayor probabilidad de acumular especies y menor probabilidad de extinción, que regiones de altas latitudes, las cuales históricamente han sido más perturbadas (geológica y climáticamente), presentando mayores tasas de extinción. Por lo tanto, el principal agente que modularía la alta riqueza de especies presentes en los PCRE es la baja tasa de extinción. Consecuentemente, esta hipótesis puede ser modelada de las siguientes formas: (1) $S_A = S_B$; $X_A \ll X_B$ y $D_A \gg D_B$ (Fig. 1D) o (2) $S_A = S_B$; $X_A \ll X_B$ $D_A = D_B$ (Fig. 1E). Ambas dinámicas difieren en la importancia de la dispersión a la hora de explicar la mayor riqueza de especies en un área determinada, en donde en (1) incorpora procesos de dispersión preferenciales hacia los PCRE, mientras que en (2) no se considera como proceso importante.

Alternativamente, zonas más antiguas, y geológica y climáticamente más estables, podrían haber tenido más tiempo para acumular diversidad que zonas más recientes e inestables, existiendo de este modo, un 5) **Efecto de Tiempo para Especiar** (Fig. 1E). Por lo que, las asimetrías espaciales en riqueza de especies podrían ser el resultado de la edad y estabilidad de las áreas, y no por asimetrías en las tasas de diversificación y/o dispersión entre zonas de alta y baja riqueza de especies (Wallace, 1878; Fisher, 1960; Stebbins, 1974; Willis, 1922; Ricklefs & Schluter, 1993; Stephens & Wiens 2003). La diferencia fundamental entre la **Hipótesis de Tiempo para Especiar** e **Hipótesis de Wallace**, reside en que la primera no alude a asimetrías ni en tasas de diversificación ni de dispersión, sino que solo al tiempo que han tenido las especies para diversificar en áreas hipotéticamente más estables en términos geológicos. En este sentido, es esperable que exista una correlación positiva entre el tiempo en que las especies de un clado determinado colonizaron o se originaron en un PCRE y la riqueza de especies que actualmente exhibe ese clado particular.

Dado los antecedentes anteriores, en esta tesis se evaluaron la existencia, extensión geográfica y causas de PCRE presentes en la porción Sudamericana de la región Neotropical, usando como modelo de estudio la diversa y ampliamente distribuida familia de aves Furnariidae (Aves, Passeriformes). Para esto, se evaluaron las diferentes hipótesis propuestas en la literatura, como potenciales mecanismos causales que podrían explicar el origen del patrón actual de riqueza de especies de este grupo, utilizando para esto la información filogenética de las especies pertenecientes a esta familia, junto al ajuste de diversos modelos de diversificación rango-dependiente.

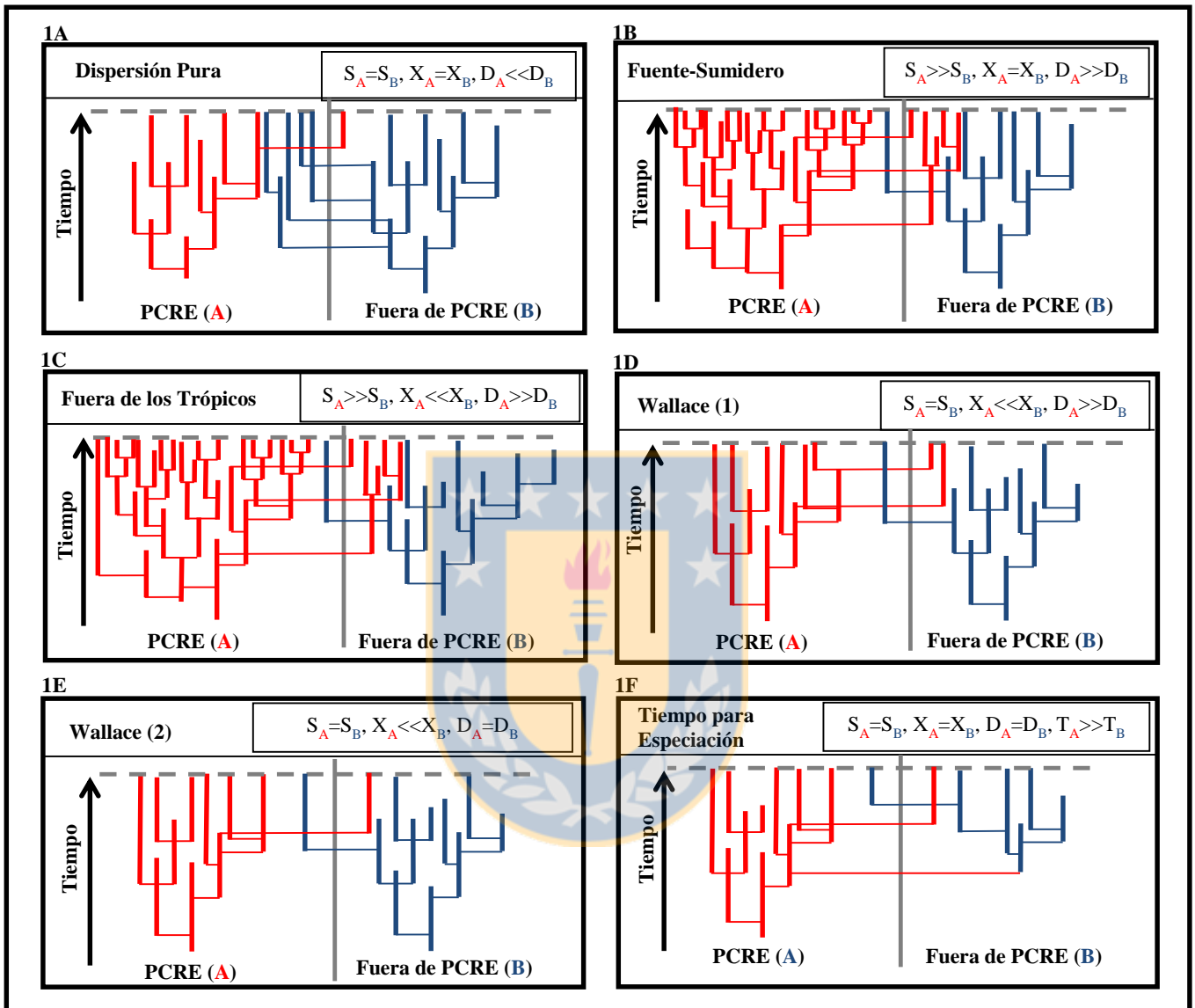


Figura 1. Representaciones esquemáticas de las Hipótesis evaluadas en esta tesis: 1) Modelo de Dispersión Pura (1A); 2) Modelo de Fuente-Sumidero Macroevolutivo (1B); 3) Modelo Fuera de los Trópicos (1C), 4) Modelo de Wallace (1D y 1E); e Hipótesis Tiempo para especiar (1E). El color rojo denota a los linajes originados dentro de un Punto Caliente de Riqueza de Especies (PCRE) hipotético, mientras que el azul representa a los linajes originados fuera de estos. Las líneas horizontales conectan a linajes hermanos, y a su vez representan distribución la geográfica de estos y sus procesos de dispersión. S = tasa de especiación, X = tasa de extinción y D = tasa de dispersión.

Modelo de estudio: Familia Furnariidae

Para evaluar el rol de diferentes dinámicas macroevolutivas sobre el origen de patrones de riqueza de especies de clados Neotropicales, se optó por trabajar con la familia de aves endémica al Neotrópico Furnariidae (Aves, Passeriformes). Esta familia corresponde a un grupo monofilético (Claramut, 2010, Dereberry *et al.*, 2011) altamente diverso, con 298 especies descritas, las cuales han sido clasificadas en 76 géneros, tres subfamilias y siete tribus (Clements *et al.*, 2015), siendo una de las familias de aves más ricas en especies del hemisferio occidental (Claramut, 2010). Además, las especies pertenecientes a esta familia exhiben una gran diversidad ecológica, ocupando virtualmente todos los ambientes terrestres y semiacuáticos de Sudamérica (Skutch, 1996; Remsen, 2003), desde desiertos a bosques tropicales, incluyendo todos los microhábitats de aves definidos para la región Neotropical (Stotz *et al.* 1996). Por lo cual, esta familia se encuentra ampliamente distribuida, con especies que habitan rangos geográficos que van desde solo 10 km² (*e.g. Thripophaga fusciceps*) hasta rangos que abarcan todo el continente (*e.g. Sittasomus griseicapillus*). Estas aves muestran un marcado patrón de concentración de especies en ciertas regiones, las cuales potencialmente pueden constituirse como PCRE (Fig. 2). Junto con esto, los rangos de distribución de las especies son bien conocidos y existen importantes bases de datos de acceso libre (*e.g. Birdlife*) para acceder a mapas digitales de distribución. Al mismo tiempo, las relaciones filogenéticas y los tiempos de divergencia de las especies pertenecientes a esta familia han sido ampliamente estudiadas mediante el uso de información molecular (Moyle *et al.*, 2009; Claramut, 2010, Dereberry *et al.*, 2011), por lo que su sistemática es bien comprendida.

Es importante señalar que, al igual que en otras aproximaciones desarrolladas para el estudio de grandes patrones espaciales de la biodiversidad, como la Macroecología (Brown & Maurer, 1989), el estudio de estos patrones debe ser llevado a cabo mediante análisis de taxa sistemática y biogeográficamente bien definidos. Por un lado, al tratar con un taxón sistemáticamente bien definido, se ignoran las interacciones ecológicas que no están estrechamente relacionadas a la historia evolutiva del grupo, tales como competencia y depredación (Brown & Maurer, 1989). Esto confina los análisis dentro de linajes filogenéticos que comparten historias evolutivas similares, además de ser requisito básico

para obtener resultados validos al usar el método comparativo filogenético (Harvey & Pagel, 1991). Por otro lado, al utilizar taxones biogeográficamente bien definidos (*i.e.* originados y distribuidos en una determinada región biogeográfica) se están estudiando especies que han estado sometidas a los efectos de procesos geológicos y climáticos comunes y exclusivos de esta área.

Considerando todo lo anteriormente argumentado, es que Furnariidae se constituye en un modelo ideal para el estudio de los patrones de distribución espacial de la riqueza de especies y de la influencia de procesos históricos sobre dichos patrones, todo desde una perspectiva macroevolutiva.



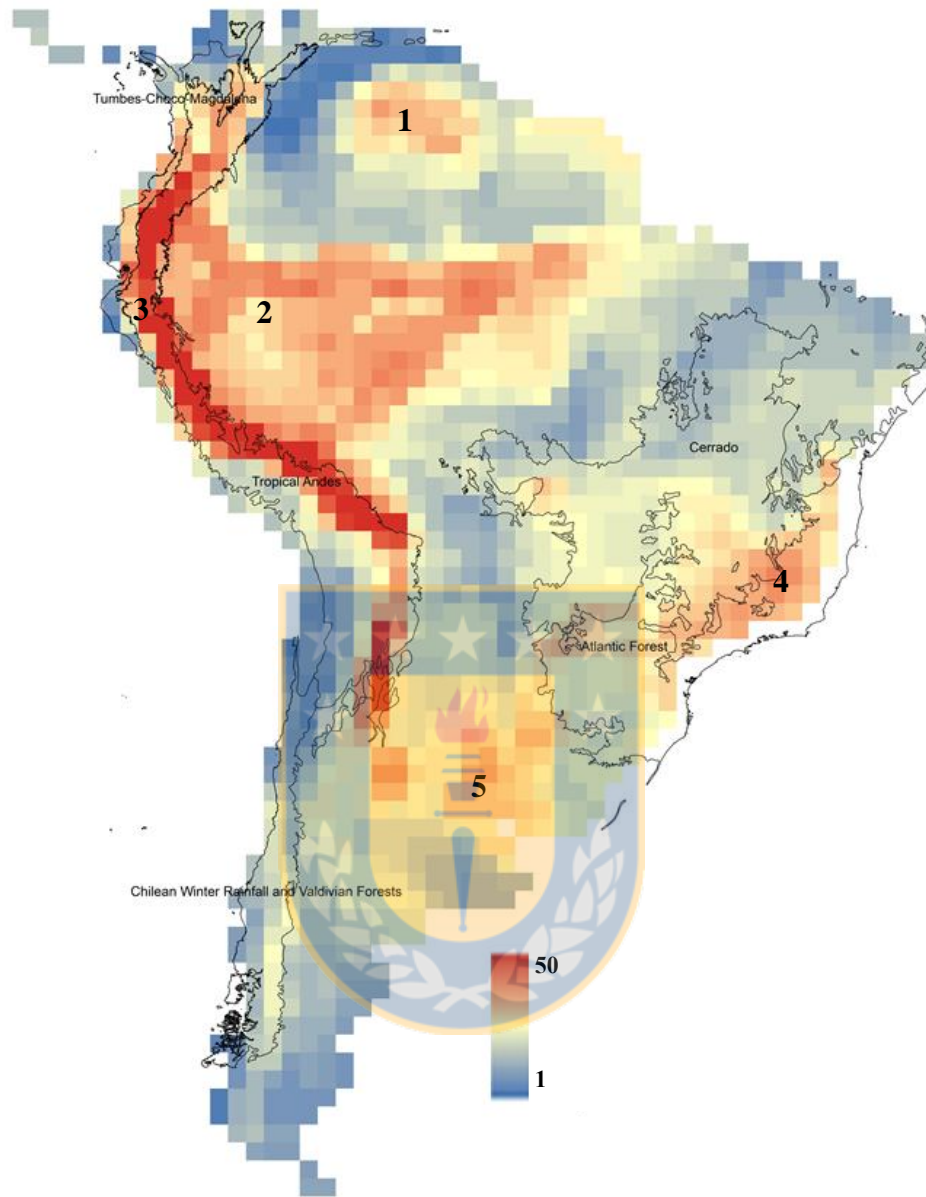


Figura 2. Mapa que muestra la distribución espacial de la riqueza de especies de la familia Furnariidae en Sudamérica. (Mapa hecho por Reinaldo Rivera). Los números en el mapa indican potenciales Puntos Calientes de Riqueza Especies para la familia Furnariidae.

HIPÓTESIS

Dada la posible existencia de 5 áreas con mayor con mayor riqueza de especies que la esperada por azar (Fig. 2) y considerando que los patrones espaciales de riqueza de especies están estrechamente relacionados a la historia geológica y climática de las áreas, es que se postulan las siguientes hipótesis:

H1.1) Se espera que las dinámicas macroevolutivas de los potenciales PCRE detectados en zonas Andinas se encuentren dominadas por altas tasas de especiación. Esto sería producto del efecto del alzamiento andino, el cual produjo fragmentación y generación de nuevos hábitats, lo cual ha sido relacionado a elevadas tasas de especiación. Por lo que, las hipótesis de Fuente Sumidero Macroevolutivo y Fuera de los Trópicos, podrían ser las explicaciones más probables para los potenciales PCRE andinos.

H1.2) Se espera que las dinámicas macroevolutivas de los potenciales PCRE detectados fuera de la región Andina se encuentren dominadas por bajas tasas de extinción. Esto sería el resultado de que las áreas fuera de los Andes han sido en términos geológicos y climáticos, más estables (con respecto a los Andes), lo cual ha sido relacionado a bajas tasas de extinción. Por lo tanto, la Hipótesis de Wallace sería un modelo adecuado para explicar la alta riqueza de especies presentes en estas regiones.

Alternativamente,

H2) La asimetría espacial en riqueza de especies, es resultado de un mayor tiempo de diversificación en los PCRE (**Hipótesis de Tiempo para Especiar**), y no a variaciones en las tasas de diversificación ni dispersión. **Predicción:** No habrá asimetría espacial en las tasas de diversificación ni de dispersión, pero debiese existir una correlación positiva entre el tiempo de origen de los clados y la riqueza de estos (Fig. 1E).

OBJETIVOS

- 1) Evaluar la existencia y extensión de zonas de alta riqueza de especies (PCRE).
- 2) Evaluar los tiempos de divergencia y la distribución de las especies pertenecientes a la familia Furnariidae, con el fin de evaluar las hipótesis planteadas (H1.1, H1.2 y H2).
- 3) Estimar las asimetrías espaciales de las tasas de especiación, extinción y dispersión entre especies que se distribuyen en y fuera de los PCRE (H1.1 y H1.2).
- 4) Comparar las dinámicas macroevolutivas subyacentes al origen y evolución de las especies asociadas a cada PCRE (H1.1 y H1.2).
- 5) Evaluar las relaciones entre: 1) la edad de clados (*i.e.* géneros) y la riqueza de especies de estos, y 2) la relación entre el área de origen y la riqueza de especies de los clados asociados a dicha áreas (H2).



MATERIALES Y MÉTODOS

Mapas de distribución

Para llevar a cabo los objetivos planteados en esta tesis, en primer lugar compilamos una base de datos que contuvo mapas digitales (en formato vectorial) de la distribución de las especies pertenecientes a la familia Furnariidae. Dichos mapas fueron descargados desde la base de datos BirdLife International (BirdLife International NatureServe, 2015). Desde esta base de datos, descargamos mapas de distribución de 278 de las 298 especies pertenecientes a esta familia (Clements *et al.*, 2015). Todos los mapas descargados fueron convertidos a archivos con formato ráster usando una resolución de 2° x 2° con el programa ArcGis 10.2 (ESRI, 2014), y subsecuentemente superpuestos para generar una representación de la distribución espacial de la riqueza de especies de esta familia en el Neotrópico, generando así una grilla con 435 celdas.

Detección y delimitación de PCRE

A pesar de los numerosos estudios realizados con el objetivo de identificar y delimitar *Hotspots* de Biodiversidad, ya sea de riqueza de especies, endemismo o de especies amenazadas (*e.g.* Prendergast *et al.*, 1993; Pressey *et al.*, 1993; Virolainen *et al.*, 2000; Bonn *et al.*, 2002; Orme *et al.*, 2005; Williams *et al.*, 2006; Jenkins *et al.*, 2013), la detección de estos no ha sido realizado bajo un criterio único. Bajo la definición clásica de *Hotspots*, propuesta por Myers *et al.* (2000), estos son áreas que contienen al menos el 0.5% o 1500 de las 300.000 especies de plantas del Planeta como endémicas, y que han perdido el 70% o más de su vegetación primaria (Myers *et al.*, 2000). Con la progresiva utilización de Sistemas de información Geográfica (SIG) por parte de los biólogos, particularmente de biogeógrafos y biólogos de la conservación, los *Hotspots* comenzaron a ser identificados como áreas que contuvieran un determinado porcentaje de las celdas más ricas en especies para un taxón y área determinada (generalmente entre el 1-5%; *e.g.* Orme *et al.*, 2005, Jenkins *et al.*, 2013). Es en este sentido, que cobra relevancia el uso de una medida objetiva, basada en probabilidades para la detección de *Hotspots* de Biodiversidad, evitando así caer en

subjetivismos y proporcionando un método replicable. Una medida intuitiva, pero a su vez robusta para la detección de PCRE, residiría en la detección de celdas o grupos de celdas espaciales (*i.e.* clústeres) que contengan mayor riqueza de especies que lo esperado por azar para el taxón y área particular de estudio. Con esto en mente, es que en esta tesis utilizamos análisis de Puntos Calientes espaciales, basado en el estadístico G_i^* de Gestis-Ord (Gestis & Ord, 1992). Básicamente, este estadístico, a partir de una grilla de presencia-ausencia de un determinado atributo, permite la identificación de concentraciones espaciales de ese atributo o de áreas que representando un pequeño porcentaje del área de estudio, contiene un alto porcentaje del atributo estudiado (Gestis & Ord, 1992). Este análisis fue realizado en el software ArcGis 10.2 (ESRI, 2014). El resultado de este análisis muestra la existencia de 140 celdas que contienen mayor riqueza de especies que lo esperado por azar (Fig. 3).

Sin embargo, estas celdas se encuentran en diversas provincias biogeográficas, por lo que probablemente representan distintas unidades faunísticas, las cuales pueden haber sido originadas por diferentes dinámicas macroevolutivas. Por lo tanto, para evaluar la existencia de unidades faunísticas discretas, realizamos análisis de Aglomeración sobre una nueva matriz de presencia-ausencia de especies. Este nuevo arreglo correspondió a una matriz en donde se registró la presencia-ausencia de especies en las celdas con mayor riqueza de especies que la esperada por azar. Sobre esta matriz realizamos un análisis de aglomeración jerárquico, usando los valores de similitud obtenidos mediante el índice de Jaccard. Para este análisis, utilizamos como algoritmo de aglomeración el método de Grupos no Ponderados con Media Aritmética (UPGMA por sus siglas en inglés; Sokal & Rohlf, 1995), usando el programa pvclust (Suzuki & Shimodaira, 2014) implementado para la plataforma R. Brevemente, pvclust permite la evaluación de la incerteza en el análisis de aglomeración jerárquico. Para cada clúster detectado en el análisis, esta función calcula *valores-p*, obtenidos por medio de remuestreo Bootstrap multiescala. El valor *p* de un clúster determinado va de 0 a 1, indicando cuan fuerte es la evidencia de los datos para soportar dicho clúster. Los resultados indican la presencia de 3 grandes agrupaciones de celdas con mayor riqueza de especies a la esperada por azar (*i.e.* PCRE; ver Fig. 3)

Finalmente, en base a los resultados provenientes del análisis de aglomeración jerárquica, las especies fueron clasificadas como: 1 si están presentes en un clúster particular (PCRE) (*i.e.* PCRE Norandino-Amazónico (C1), PCRE Centro Andino (C2) o PCRE Bosque

Atlántico-Chaco (C3); Fig. 3), como 0 su ausencia de las especies en estos PCRE, y como 2 si se encuentran distribuidas tanto fuera como dentro de estos. La matriz resultante fue utilizada para los análisis posteriores de diversificación rango-dependiente.

Filogenia datada para el taxón modelo de estudio

La filogenia datada para esta familia está libremente disponible desde la página web <http://birdtree.org>, basada en el trabajo de Jetz et al. (2012). Esta filogenia está basada en el uso de 15 marcadores moleculares y 10 puntos de calibración fósil, la cual fue inferida mediante la utilización de inferencia bayesiana. Además, desde este sitio (<http://birdtree.org>) puede ser descargada una muestra de árboles filogenéticos datados, que permite incluir la incertidumbre filogenética en los análisis comparativos. Para el presente estudio, descargamos una muestra de 10,000 árboles filogenéticos datados que contuviesen a la especie para los cuales pudimos obtener mapas digitales de distribución (i.e. 278), la cual fue procesada con el programa TreeAnnotator v1.8, para obtener un árbol de consenso, el cual fue utilizado para los posteriores análisis comparativos.

Modelos de diversificación rango-dependientes

Para evaluar las hipótesis planteadas en esta tesis, estimamos las tasas de especiación (S), extinción (X) y dispersión (D) región-dependiente para cada PCRE detectado (C1, C2 y C3), usando la función GeoSSE (Geographic State Speciation and Extinction; Goldberg *et al.*, 2011), implementada en el programa de R diversitree (FitzJohn, 2012). Esta función permite la estimación de las tasas macroevolutivas región-dependiente sobre filogenias datadas totalmente resueltas. Este modelo estima 7 parámetros (i.e. tasas macroevolutivas), con lo cual fue posible contrastar las hipótesis planteadas: 1) Modelo de Dispersión Pura; 2) Modelo de Fuente-Sumidero Macroevolutivo; 3) Modelo Fuera de los Trópicos, 4) Modelo de Wallace (con sus dos variantes; ver introducción). Donde, si $SA = SB$, $XA = XB$ y $DA \ll DB$, se consideró como soporte para la hipótesis de Dispersión Pura; si $SA \gg SB$, $XA = XB$ y $DA \gg DB$, se consideró como soporte para la hipótesis de Fuente Sumidero Macroevolutivo; si $SA \gg SB$, $XA \ll XB$ y $DA \gg DB$, se consideró como soporte para el

Modelo Fuera de los Trópicos; si la estimación de las tasas macroevolutivas estimadas resultan en $SA = SB$, $XA \ll XB$ y $DA \gg DB$ o $DA = DB$, se considera como evidencia para el Modelo de Wallace. Adicionalmente, se ajustaron dos modelos extremos que permiten considerar otros escenarios no incorporados en las hipótesis planteados: 1) Un modelo sin restricción, donde fueron estimadas todas las tasas (Modelo *Full*), para así dar cuenta de aquellas dinámicas macroevolutivas complejas no incorporadas en las hipótesis; y 2) Un Modelo Nulo el cual se restringió a ser iguales las tasas de especiación, extinción y dispersión entre los PCRE detectados y áreas fuera de estos (*i.e.* $SA = SB$; $XA = XB$ y $DA = DB$). Cabe mencionar que este modelo representa a la Hipótesis de Tiempo para Especiación, por lo que si la estimación de las tasas se ajusta a este modelo, sería evidencia para esta hipótesis. La estimación de los parámetros (*i.e.* tasas macroevolutivas) de cada modelo fue realizada por medio de inferencia de máxima verosimilitud. Luego, el ajuste de cada modelo fue comparado mediante el Criterio de Información de Akaike (CIA), en donde el modelo con el menor valor de CIA, fue el modelo seleccionado.

Para evaluar la hipótesis de Tiempo para Especiación; además de evaluar las tasas de diversificación y dispersión (ver sección anterior), evaluamos la relación entre la riqueza de especies de clados dentro de la familia y su tiempo de diversificación. Para esto, usamos como clados para el análisis los géneros pertenecientes a esta familia. Dada existencia de varios géneros monotípicos realizamos dos análisis de correlación, uno en donde se consideraron a todos los géneros y otro en donde se consideraron los géneros con dos o más especies. El valor de la pendiente de la relación entre las variables se determinó ajustando regresiones lineales de mínimos cuadrados, y evaluando la significancia de la pendiente con una aproximación de aleatorización de los datos (10,000 iteraciones) con la función `simpleboot` (Peng, 2015) del programa R

RESULTADOS

Detección y delimitación de PCRE

Los análisis de Puntos Calientes espaciales de riqueza de especies indican la presencia de 140 celdas con mayor riqueza de especies que la esperada por azar (Fig. 3). A su vez, los análisis de aglomeración jerárquica sustentan la presencia de 3 grandes agrupamientos de celdas con mayor riqueza de especies que la esperada por azar, a los cuales denominamos: PCRE Norandino-Amazónico (C1), PCRE Centro Andino (C2) y PCRE Bosque Atlántico-Chaco (C3) (Fig. 3)

Modelos de diversificación rango-dependientes

Nuestros resultados indican que son dos las dinámicas macroevolutivas que explican el origen de zonas con alta riqueza de especies de la familia Furnariidae en el Neotrópico: Por un lado, para los clústeres C1 (PCRE Norandino-Amazónico) y C3 (PCRE Bosque Atlántico-Chaco) la dinámica macroevolutiva representada por la **Hipótesis de Wallace**, es la que mejor explica ($\text{Lnlik}_{C1}=-923.33$, $\text{CIA}_{C1}=1856.66$; $\text{Lnlik}_{C3}=-892.02$, $\text{CIA}_{C3}=1794.04$) su mayor riqueza de especies en comparación a áreas fuera de estos (Tabla 1A y 1C; Fig. 3), es decir, la alta riqueza de especies de estos clústeres en comparación a la presente en el área que los rodea, es explicada por las bajas tasa de extinción experimentadas por las especies distribuidas en éstos. Las tasas estimadas bajo este modelo para C1 son: $S_A=S_B=0.21$, $X_A=0.08$, $X_B=0.13$, $D_A=0.08$ y $D_B=0.01$. Mientras que para C3 son: $S_A=S_B=0.24$, $X_A=0.05$, $X_B=0.44$, $D_A=0.04$ y $D_B=0.02$. Por otro lado, la dinámica macroevolutiva representada por la **Hipótesis de Fuente-Sumidero Macroevolutivo**, es la que mejor explica la alta riqueza de especies presente en el clúster C2 (PCRE Centro Andino) con respecto a las áreas circundantes al mismo ($\text{Lnlik}=-923.25$, $\text{CIA}=1856.5$; Tabla 1B). Esto indica que la alta riqueza de especies de este clúster, es explicada por una mayor tasa de especiación en éste ($S_A=0.30$ versus $S_B=0.18$). Además, desde esta área, las especies expanden sus rangos de distribución, abarcando por medio de dispersión, a las áreas con menores tasas de especiación

($D_A=1.38$ versus $D_B= 0.11$). Esta dinámica, además indica que no hay diferencias en las tasas de extinción entre áreas ($X_A=X_B=0.23$).

Finalmente, los análisis de regresión lineal no muestran evidencia de una relación estadísticamente significativa entre la riqueza de especies de cada género y su tiempo de diversificación ($p>0.05$; Fig. 4). Aunque el ajuste de la regresión mejora al considerar solo géneros politípicos (Fig. 4B; $R^2=0.19$).



Tabla 1. Resultados del ajuste de modelos de diversificación Rango-Dependiente. TPE: Modelo Tiempo Para Especiar; W2: Modelo de Wallace con tasas de dispersión igual entre áreas; DP: Modelo de Dispersión Pura; FS: Modelo de Fuente Sumidero; W1: Modelo de Wallace con tasas de dispersión diferenciales entre áreas; FT: Fuera de los Trópicos; FULL: Modelo en el cual fueron estimadas todas las tasas, sin hacer restricción alguna sobre los parámetros del modelo. k: Numero de parámetros en cada modelo; lnLik: Verosimilitud de cada modelo; CIA: Valor del Criterio de Información de Akaike para cada modelo. Δ CIA: Diferencias entre el valor CIA más bajo versus el resto de modelos competentes. C1: PCRE Norandino-Amazónico; C2: PCRE Centro Andino; y C3: PCRE Bosque Atlántico-Chaco.

A				
C1 versus resto de las celdas (incluyendo C2 y C3)				
Modelos	k	lnLik	CIA	ΔCIA
TPE	3	-957.87	1921.74	-65.08
W2	4	-930.86	1869.72	-13.06
DP	4	-925.65	1859.3	-2.64
FS	5	-925.05	1860.1	-3.44
W1	5	-923.33	1856.66	0
FT	6	-929.96	1871.92	-15.26
FULL	7	-926.78	1867.56	-10.9
B				
C2 versus resto de las celdas (incluyendo C1 y C3)				
TPE	3	-963.4	1932.8	-76.3
W2	4	-930.73	1869.46	-12.96
DP	4	-926.21	1860.42	-3.92
FS	5	-923.25	1856.5	0
W1	5	-925.78	1861.56	-5.06
FT	6	-931.59	1875.18	-18.68
FULL	7	-923.23	1860.46	-3.96
C				
C3 versus resto de las celdas (incluyendo C1 y C2)				
TPE	3	-930.67	1867.34	-73.3
W2	4	-899.81	1807.62	-13.58
DP	4	-895.34	1798.68	-4.64
FS	5	-894.81	1799.62	-5.58
W1	5	-892.02	1794.04	0
FT	6	-903.28	1818.56	-24.52
FULL	7	-895.34	1804.68	-10.64

En negrita se indican los modelos con mejor ajuste, los cuales corresponden a los modelos con menores valores de CIA y por lo tanto con Δ CIA=0.

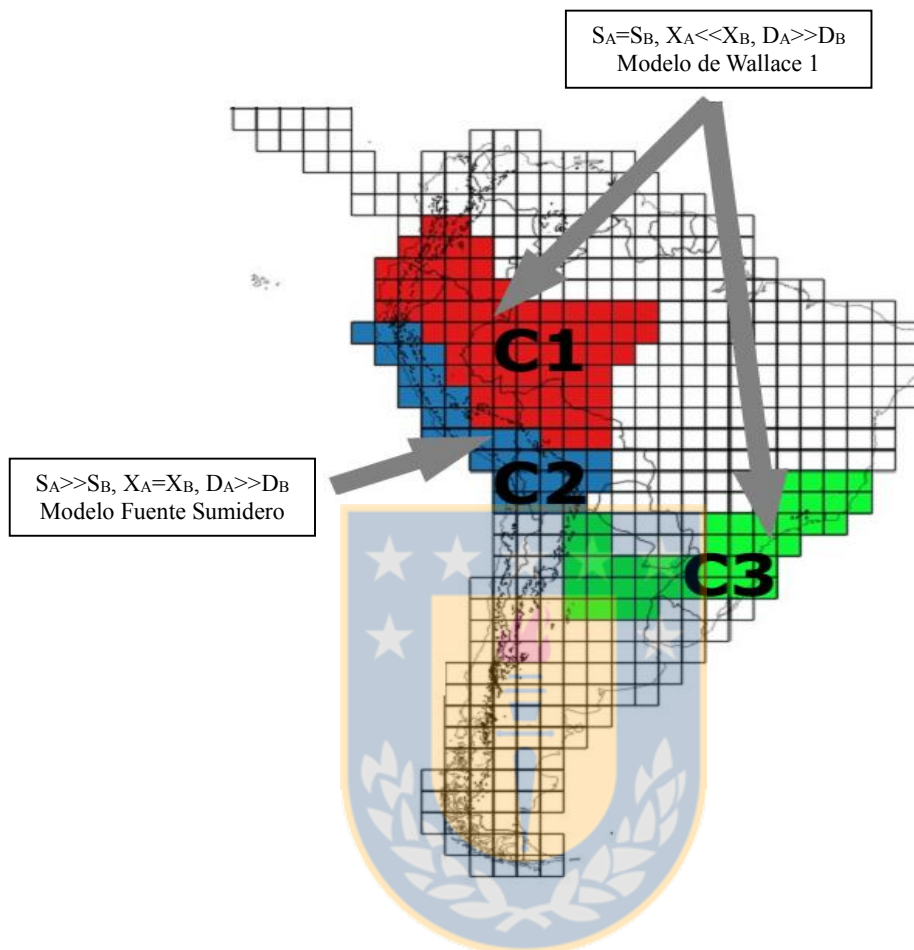


Figura 3. Distribución espacial de los tres clústeres de celdas con mayor riqueza de especies que la esperada por azar detectados en este trabajo. Además, se muestran los modelos de diversificación Rango-Dependientes con mejor ajuste para cada uno de los clústeres, indicados con flechas grises. Los distintos colores representan las celdas pertenecientes a un mismo clúster (140 celdas (32%) con mayor riqueza de especies que la esperada por azar; C1=65 celdas (15%), C2=30 celdas (6.9%), C3=45 celdas (10%).

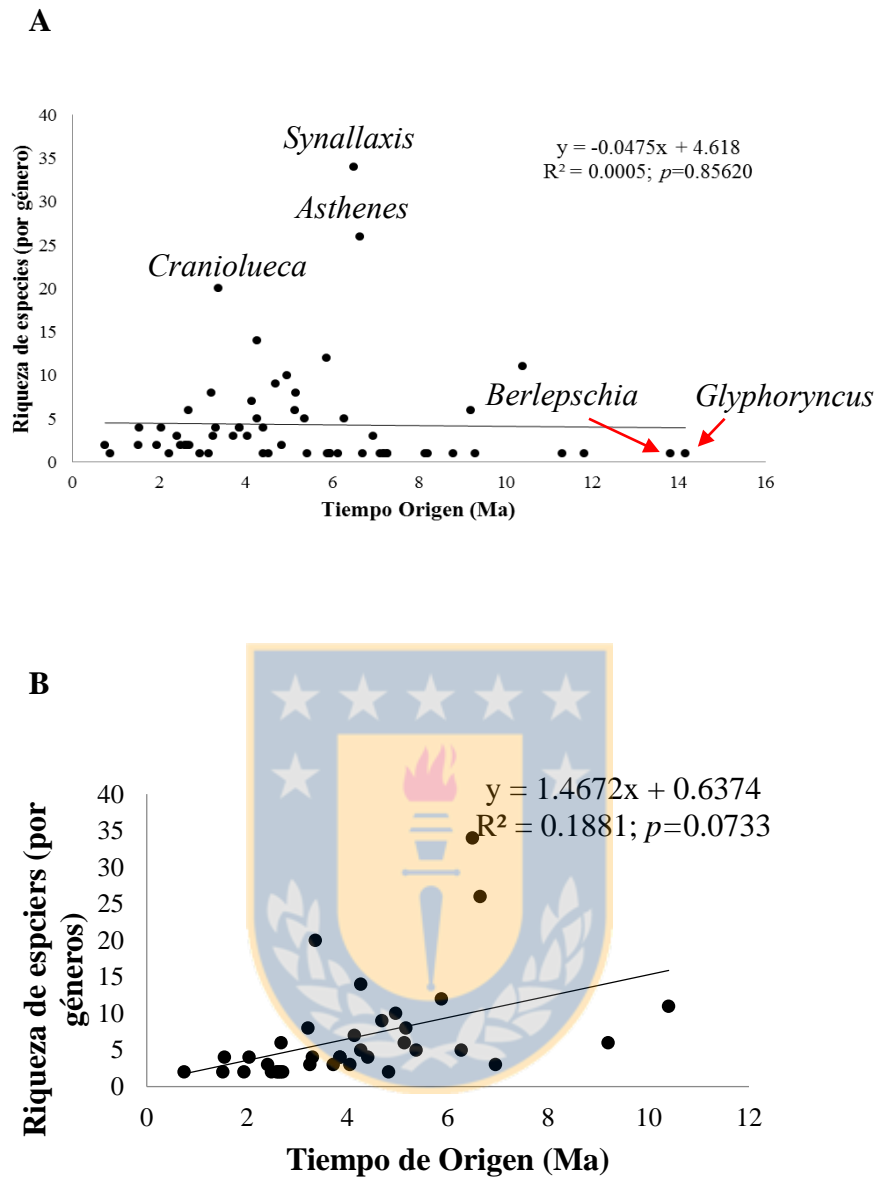


Figura 4. Relación entre el tiempo de origen de los géneros pertenecientes a la Familia Furnariidae (eje x) y la riqueza de especies de cada uno de estos géneros (eje y). En A la regresión lineal fue realizada usando a todos los géneros de la familia, mientras que en B se consideraron solamente a los géneros que contuviese dos o más especies (*i.e.* exclusión géneros monotípicos).

DISCUSIÓN

El patrón general de distribución de la riqueza de especies de Furnariidae en Sudamérica muestra una notable concentración de especies en Los Andes Tropicales, Bosque Atlántico, en la Amazonia Nororiental y en las tierras altas de Guayana (Fig. 1), siendo un patrón común a todas las aves terrestres sudamericanas (Rahbek & Graves, 2001; Orme *et al.*, 2005; Jenkins *et al.*, 2013). Para este patrón de distribución, los resultados del análisis de puntos calientes espaciales sustentan la presencia de tres grandes clústeres de celdas con mayor riqueza de especies que la esperada por azar, constituyéndose de este modo en tres PCRE. Cabe mencionar, que ninguno de los PCRE detectados son totalmente coincidentes con los clásicos *Hotspots* de biodiversidad (Myers, 1989, Myers *et al.*, 2000). En este sentido, solo el PCRE Centro-Andino (C2) es parcialmente coincidente, siendo una pequeña parte del *Hotspots* de los Andes Tropicales, ocupando su porción central. Estos resultados refuerzan por un lado los argumentos que señalan que la distribución espacial de la biodiversidad es clado-dependiente (Orme *et al.*, 2005; Jenkins *et al.*, 2013), y del mismo modo que el estudio de macro patrones espaciales en la biodiversidad; y principalmente el de sus causas, debe ser llevado a cabo mediante el análisis de taxa, sistemática y biogeográficamente bien definidos (Brown & Maurer, 1989).

Los resultados obtenidos por medio del ajuste de los modelos de diversificación rango-dependiente, indican que son dos las dinámicas macroevolutivas que explican la presencia de PCRE para la familia Furnariidae en Sudamérica (Tabla 1). Por un lado, para las regiones denominadas como PCRE Noradino-Amazónico y PCRE Bosque Atlántico-Chaco (C1 y C3, respectivamente en Fig. 3), la dinámica representada por la Hipótesis de Wallace, particularmente su variante en la cual procesos de inmigración histórica son importantes (Fig. 1D), es la que explica la alta concentración de especies en estas regiones. En esta dinámica, la alta concentración de especies presente en estas regiones es debida a una baja tasa de extinción y a una alta tasa de inmigración histórica. Por otro lado, para la región que denominamos como PCRE Centro-Andino (C2 en Fig. 3), la dinámica representada por la Hipótesis de Fuente-Sumidero Macroevolutivo (Fig. 1B) es la que explica su gran concentración de especies. Esta hipótesis postula que la alta concentración de especies en esta región en comparación con regiones más pobres en especies, es explicada por una mayor tasa de especiación; de este modo, comportándose como una Fuente Macroevolutiva (Roy &

Golberg, 2007). Por lo tanto, en base a estos resultados se soporta por un lado la hipótesis que postula que alta riqueza de especies exhibida por regiones con más estabilidad climática y geológica (áreas fuera de los Andes; C1 y C3), es el producto de una dinámica macroevolutiva caracterizada por una baja tasa de extinción (Hipótesis de Wallace). Por otro lado, se sustenta la hipótesis postulada en esta tesis, la cual señala que la alta riqueza de especies presente en PCRE distribuidos en los Andes es el resultado de una dinámica macroevolutiva dominada por una alta tasa de especiación. Estos resultados son coincidentes con trabajos previos que indican que los patrones de riqueza de especies Neotropical como anfibios (e.g. Pyron & Wiens, 2013), plantas (e.g. Hughes & Eastwood, 2006; Antonelli *et al.*, 2009) y particularmente de la fauna de aves, son debidos a tasas diferenciales de diversificación entre regiones ricas y pobres en especies (e.g. Cardillo, 1999, Cardillo *et al.*, 2005; Ricklefs 2003, 2006, Kennedy *et al.*, 2014). Sin embargo, en este trabajo, evaluamos la importancia relativa de los distintos procesos macroevolutivos, con lo cual se aumentó ostensiblemente la capacidad para entender como las características de cada área afectan de forma idiosincrática las dinámicas responsables del origen de la alta riqueza de especies presente en estas regiones.

Por otra parte, no se sustenta la hipótesis de Tiempo para Especiación (Fig. 1E). Esto debido a que además de no existir asimetrías en las tasas de diversificación o dispersión entre áreas más ricas y áreas fuera de estas, no existe correlación entre la riqueza de especies y su tiempo de diversificación, indicando de este modo que no existe una acumulación lineal de la diversidad en el tiempo (Fig. 4). De hecho, los géneros más ricos en especies (*Synallaxis*, *Asthenes* y *Craniolucea*) no son los clados más antiguos (Fig. 4A) y los géneros que son más antiguos, son monotípicos (e.g. *Berlepschia*, *Glyphoryncus*; Fig. 4A). Además, dado que la mayoría de los linajes dentro de Furnariidae se originaron previo a los ciclos de aridez-humedad producto de las glaciaciones Plio-Pleistocénicas (Fig. S1 en Material Suplementario 1), también es posible descartar la Hipótesis de Refugios (Haffer, 1969) como potencial mecanismo explicativo del patrón espacial de distribución de riqueza de especies de furnáridos en Sudamérica.

Nuestros resultados indican que para los PCREs Norandino-Amazónico (C1 en Fig 3; parte norte de los Andes Tropicales incluyendo su ladera Oriental y Parte de la Amazonia occidental) y Bosque Atlántico-Chaco (C3 en Fig. 3; parte centro sur del Bosque Atlántico y

parte del Chaco), la hipótesis de Wallace con inmigración histórica, es la dinámica que mejor explica su alta concentración de especies (Fig. 1D). Estos resultados sugieren que a pesar de las diferencias climáticas y geológicas entre estas regiones, existe un factor (o combinaciones de factores) común involucrado en la emergencia de este patrón. Por un lado, estas áreas son caracterizadas por presentar bajas tasas de extinción ($X_{C1}=0.08$ y $X_{C3}=0.05$), de este modo, comportándose como Museos de Biodiversidad, en donde las especies se acumulan por largos periodos de tiempo (Stebbins, 1974), lo cual ha sido argumentado como posible causa de la riqueza de especies de aves presente en el amazonas (Fjeldså, 1994). Las bajas tasas de extinción exhibidas en estas regiones, sería el resultado de la estabilidad ambiental y climática característica de estas regiones (en contraste a los Andes Tropicales). De hecho, ha sido evidenciado que para ambas regiones; incluso a nivel intraespecífico, la estabilidad ambiental predice los altos niveles de diversidad genética de diferentes taxa (Carnaval & Moritz, 2008; Carnaval *et al.*, 2009; Alvares-Presas, *et al.*, 2014). Esto, sumado al proceso de emigración histórica hacia estas regiones, estaría explicando por qué estas regiones son PCRE para furnáridos.

Por otra parte, nuestros resultados sitúan al PCRE Centro-Andino (C2 en Fig. 3) en los dominios de Los Andes Tropicales, específicamente en los dominios geológicos de los Andes Centrales (Gregory-Wodzicki, 2000), región que ha sido propuesta como uno de los centros más importantes de diversificación de la avifauna Neotropical, siendo escenario de intensos procesos de radiación de nuevos grupos taxonómicos (Fjeldså & Rahbek, 2006), principalmente durante el Neógeno (Fjeldså & Rahbek, 1997; Fjeldså & Irested, 2009), periodo en el cual surge esta familia (~30 Ma; Claramunt, 2010; Derryberry *et al.*, 2011; Claramunt *et al.*, 2012,). Uno de los hitos geológicos más importantes ocurrido en este periodo y que más impacto ha tenido sobre la biodiversidad del Neotrópico es el proceso de levantamiento de los Andes (Hoorn *et al.*, 2010; Rull, 2011). Para el caso particular de la avifauna de los Andes Tropicales, ha sido propuesto que los procesos de levantamiento de los Andes Centrales, principalmente los ocurridos hace 20 y 10 Ma (Gregory-Wodzicki, 2000) y sus consecuencias sobre la topografía del paisaje (causando gran heterogeneidad ambiental) habrían causado fragmentación de poblaciones ancestrales (Brumfield & Caparella, 1996). Junto con esto, los nuevos hábitats disponibles (generalmente en la forma de zonas altitudinales homotérmicas estrechas) habrían favorecido la rápida proliferación de

linajes altamente adaptados a un rango de temperaturas relativamente uniforme y estrecho (Vuilleumier & Simberloff 1980; Graves 1985, 1988; Fjelds  1994; Rahbek & Graves 2001, Rahbek *et al.*, 2007). Lo anterior explicaría, la mayor tasa de especiación en esta región con respecto a zonas fuera de esta ($S_{C2}=0.30$ versus $S_B=0.18$) y el marcado patrón de distribución de especies con pequeño rangos geográficos asociados a los Andes Tropicales, lo cual a su vez permitiría una alta coexistencia de especies (Orme *et al.*, 2006).

En base a estos resultados, es posible sugerir que además de la existencia de dinámicas macroevolutivas idiosincrásicas a cada PCRE, existe una dinámica propia al Neotrópico, en la cual los tres PCRE estarían envueltos en una “Macro-dinámica” en la que unas regiones se comportan como Cunas y otras Museos de diversidad (Stebbins, 1974). Específicamente, esta Macro-dinámica estaría caracterizada por la presencia de un área Cuna (PCRE Centro-Andino), de la cual emergerían nuevas especies en mayor proporción que en las otras áreas; parte de estas especies hipotéticamente las con mayores rangos de tolerancias y/ capacidad de dispersión; especies puente *sensu* Jablonski *et al.*, 2013), expandirían sus rangos de distribución por medio de dispersión hacia los PCRE Norandino-Amazónico y Bosque Atlántico-Chaco ($D_{desdeC2}=1.38$ versus $D_{haciaC2}= 0.11$), en los cuales la biodiversidad se mantendría por largos periodos de tiempo, lo cual es evidenciado por las bajas tasas de extinción en estos PCRE ($X_{C1}=0.08$ y $X_{C2}=0.05$). Lo anteriormente señalado, sugiere que estos PCRE estarían constituyéndose en áreas Museos de biodiversidad (Stebbins, 1974).

El estudio de las causas ultimas de la existencia de regiones del Planeta con alta concentración de riqueza de especies, ha sido abordado principalmente desde el estudio de la gran diversidad existente en los trópicos (ver Rull, 2011). Para el caso particular de las aves Neotropicales, ha sido mostrado que la alta diversidad de esta región es debido a una alta tasa de diversificación neta (Cardillo, 1999, Cardillo *et al.*, 2005; Ricklefs, 2006), resultados que no están exentos de debate (ver Rabosky *et al.*, 2015). Sin embargo, estas propuestas son simplistas en dos aspectos principales: 1) consideran a los trópicos como un todo, y 2) salvo algunas excepciones (*e.g.* Gonzales-Voyer *et al.*, 2011; Jasson *et al.*, 2013; Pyron & Wiens, 2013, Pyron, 2014; Rolland *et al.*, 2014), los trabajos previos no han examinado la interacción entre los procesos macroevolutivos (*i.e.* especiación, extinción y dispersión), ni el efecto del tiempo de origen de los taxa sobre los patrones espaciales de riqueza de especies en un mismo marco metodológico. Lo anterior es necesario para contrastar múltiples hipótesis, sin lo cual

merma la capacidad de entender la contribución relativa de estos factores para explicar por qué algunas áreas presentan una concentración excepcional en riqueza de especies. En este sentido, el presente estudio resuelve estas debilidades mediante la detección y delimitación de áreas particularmente diversas y el uso de un marco metodológico integrador para evaluar simultáneamente las múltiples hipótesis propuestas.

Clásicamente, las estrategias de conservación se han centrado en la preservación de especies raras y/o carismáticas, en conservar regiones que mantengan los patrones de diversidad, en la conservación de áreas con alta diversidad de especies, en maximizar el número de especies que pueden ser conservadas dentro de una región particular y más recientemente, en conservar la diversidad filogenética de una región particular, como manera de preservar el potencial evolutivo de los linajes que en ella habitan (MacNeely *et al.*, 1990; Vane-Wright *et al.*, 1991; Bibbi *et al.*, 1992; Myers *et al.*, 2000; Lavergne *et al.*, 2010; Lanku *et al.*, 2011;). Sin embargo, estos enfoques (especie-basado y patrón-basado) no consideran los procesos evolutivos fundamentales que producen tales atributos o patrones de la diversidad (Smith *et al.*, 1993). Los resultados obtenidos en esta tesis sustentan un enfoque diferente, el cual hace énfasis en la conservación de los procesos evolutivos que generan diversidad, más que en la conservación de entidades taxonómicas individuales o los patrones que estas entidades conforman (Hollingsworth, 2003; Ennos *et al.*, 2005, 2012). En este sentido, nuestro trabajo al mostrar que: 1) los patrones de riqueza de especies son clado-dependientes y 2) que las dinámicas macroevolutivas que generan estos patrones de diversidad, están estrechamente a la historia geológica y climática en una amplia escala temporal, sugiere que los esfuerzos de conservación debiesen estar destinados a preservar las características que, por un lado promueven la rápida proliferación de linajes en las regiones Andinas (heterogeneidad ambiental) y por otro, las que promueven la bajas tasas de extinción en regiones extra andinas (estabilidad geológica-climática).

Finalmente, este trabajo se constituye como un paso inicial en la búsqueda de la comprensión global de las causas fundamentales de los patrones de asimetrías espaciales en la riqueza de especies. Ha sido ampliamente documentado que asimetrías en la riqueza de especies de los clados también responden a características intrínsecas de las especies, las que pueden constituirse en *Key innovations* (Heard & Hauser, 1995). Por ejemplo ha sido mostrado que el tamaño corporal (*e.g.* Purvis *et al.*, 2003; Avaria-Llautureo *et al.*, 2011),

capacidad de dispersión (Phillimore *et al.*, 2006; Moore & Donoghue, 2007, Claramunt *et al.*, 2011), rasgos asociados a la capacidad de trepar (Claramunt *et al.* 2012), o una combinación de diversos rasgos de historia de vida (Isaac *et al.*, 2005), están asociados con la riqueza de especies. Por lo tanto, factores extrínsecos pueden proporcionar la oportunidad para diversificar, mientras que las características intrínsecas de las especies pueden determinar si tales oportunidades llevan a procesos de diversificación explosivos, extinción o estasis evolutiva (Gonzales-Voyer *et al.*, 2011). Futuras investigaciones debiesen centrarse en la integración entre procesos extrínsecos (como en este trabajo) e intrínsecos de modo de entender la emergencia de macro patrones espaciales de la biodiversidad a escala global.



BIBLIOGRAFÍA

- Allen, A. P., Brown J. H., & Gillooly, J. F. (2002) Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science*, 297, 1545–1548.
- Antonelli, A., Nylander, J. A. A., Persson, C. & Sanmartin, I. (2009). Tracing the impact of the andean uplift on neotropical plant evolution. *Proceedings of The Natural Academy Of Sciences USA*, 106, 9749–9754.
- Álvarez-Presas, M., Sánchez-Gracia, A., Carbayo, F., Rozas, J., & Riutort, M. (2014) Insights into the origin and distribution of biodiversity in the Brazilian Atlantic forest hot spot: a statistical phylogeographic study using a low-dispersal organism. *Heredity*, 112(6), 656–665.
- Avaria-Llautureo, J., Hernández, C. E., Boric-Bargetto, D., Canales-Aguirre, C. B., Morales-Pallero, B., & Rodríguez-Serrano, E. (2012). Body size evolution in extant Oryzomyini rodents: Cope's rule or miniaturization. *PloS one*, 7(4), e34654.
- Bibby, C. J., Collar, N. J., Crosby, M. J., Heath, M. F., Imboden, C., Johnson, T.H. & Long, A. J. (1992) Putting biodiversity on the map: priority areas for global conservation. International Council for Bird Preservation, Cambridge.
- Bonn, A., Rodriguez, A. S. L., & Gaston, K. J. (2002) Threatened and endemic species: are they good indicators of patterns of biodiversity on a national scale? *Ecology Letters*, 5, 733–741.
- Brown, J. H., & Maurer, B. A. (1989) Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science*, 243(4895), 1145–1150.
- Brumfield, R.T., & Capparella, A. P. (1996). Historical diversification of birds in northwestern South America: A molecular perspective on the role of vicariant events. *Evolution*, 50; 1607–1624.
- Cardillo, M. (1999). Latitude and rates of diversification in birds and butterflies. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 266(1425), 1221-1225.
- Cardillo, M., Orme, C. D. L., & Owens, I. P. (2005). Testing for latitudinal bias in diversification rates: an example using New World birds. *Ecology*, 86(9), 2278-2287.

- Carnaval, A. C., & Moritz, C. (2008). Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, 35 (7), 1187-1201.
- Carnaval, A. C., Hickerson, M. J., Haddad, C. F., Rodrigues, M. T., & Moritz, C. (2009). Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science*, 323(5915), 785-789.
- Cracraft, J. (1985). Biological diversification and its causes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 72, 794–822.
- Claramunt, S. (2010) Discovering exceptional diversifications at continental scales: the case of the endemic families of Neotropical suboscine passerines. *Evolution*, 64, 2004–2019.
- Claramunt, S., Derryberry, E. P., Brumfield, R. T., & Renssen Jr, J. V. (2012). Ecological opportunity and diversification in a continental radiation of birds: climbing adaptations and cladogenesis in the Furnariidae. *The American Naturalist*, 179 (5), 649-666.
- Clements, J. F., Schulenberg, T. S., Iliff M. J., Roberson, D., Fredericks, T. A., Sullivan B. L., & Wood, C. L. (2015) The eBird/Clements checklist of birds of the world: Version 6.9. Downloaded from <http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>
- Currie, D.J. (1991). Energy and large-scale patterns of animal-and plant-species richness. *American Naturalist*, 137, 27–49.
- Derryberry, E. P., Claramunt, S., Derryberry, G., Chesser, R. T., Cracraft, J., Aleixo, A., Pérez-Emán, J., Renssen Jr, J. V., & Brumfield, R. T. (2011) Lineage diversification and morphological evolution in a large-scale continental radiation: the Neotropical ovenbirds and woodcreepers (Aves: Furnariidae). *Evolution*, 65, 2973–2986.
- Ennos, R.A., French, G. C. & Hollingsworth, P. M. (2005). Conserving taxonomic complexity. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 164–168.
- Ennos, R. A., Whitlock, R., Fay, M. F., Jones, B., Neaves, L. E., Payne, R., Taylor, I., De Vere, N. & Hollingsworth, P. M. (2012). Process-Based Species Action Plans: an approach to conserve contemporary evolutionary processes that sustain diversity in taxonomically complex groups. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 168(2), 194–203.

- ESRI: ArcGIS Version 10.2. (2014) Environmental Systems Research Institute (ESRI). Redlands, CA, USA.
- Fischer, A. G. (1960). Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution*, 14(1), 64–81.
- FitzJohn, R. G. (2012). Diversitree: comparative phylogenetic analyses of diversification in R. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(6), 1084–1092.
- Fjeldså, J. (1994). Geographical patterns for relict and young species of birds in Africa and South America and implications for conservation priorities. *Biodiversity & Conservation*, 3 (3), 207-226.
- Fjeldså, J., & Rahbek, C. (2006). Diversification of tanagers, a species rich bird group, from lowlands to montane regions of South America. *Integrative and comparative biology*, 46(1), 72-81.
- Fjeldså, J., & Irestedt, M. (2009). Diversification of the South American avifauna: patterns and implications for conservation in the Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 96 (3), 398-409.
- Flessa, K. W., & Jablonski, D. (1996) The geography of evolutionary turnover: a global analysis of extant bivalves. Pages 376–397 in D. Jablonski, D. H. Erwin, and J. H. Lipps, eds. *Evolutionary paleobiology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Getis, A., & Ord, J.K. (1992) The Analysis of Spatial Association by Use of Distance Statistics. *Geographical Analysis*, 24(3), 189–206.
- Goldberg, E. E., Roy, K., Lande, R., & Jablonski, D. (2005) Diversity, endemism, and age distributions in macroevolutionary sources and sinks. *American Naturalist*, 165, 623–633.
- Goldberg, E. E., Lancaster, L. T., & Ree, R. H. (2011) Phylogenetic inference of reciprocal effects between geographic range evolution and diversification. *Systematic Biology*, 60(4), 451–465.
- Gonzalez-Voyer, A., Padial, J. M., Castroviejo-Fisher, S., De la Riva, I., & Vilà, C. (2011). Correlates of species richness in the largest Neotropical amphibian radiation. *Journal of evolutionary biology*, 24 (5), 931-942.
- Graves, G. R. (1985). Elevational correlates of speciation and intraspecific geographic variation in plumage in Andean forest birds. *The Auk*, 556-579.

- Graves, G. R. (1988). Linearity of geographic range and its possible effect on the population structure of Andean birds. *The Auk*, 47-52.
- Gregory–Wodzicki, K.M. (2000). Uplift history of the central and northern Andes: A review. *Geological Society of America Bulletin*, 112, 1091–1105.
- Haffer, J. (1969) Speciation in Amazonian forest birds. *Science* **165**, 131–7.
- Harvey, P. H., & Pagel, M. D. (1991). *The comparative method in evolutionary biology* (Vol. 239). Oxford: Oxford university press.
- Heard, S. B., & Hauser, D. L. (1995). Key evolutionary innovations and their ecological mechanisms. *Historical Biology*, 10 (2), 151-173.
- Hollingsworth, P.M. (2003). Taxonomic complexity, population genetics, and plant conservation in Scotland. *Botanical Journal of Scotland*, 55, 55–63.
- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., ter Steege, H., Bermudez M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartin, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C. L., Figueiredo, J. P., Jaramillo, C., Riff, D., Negrti, F. R., Hooghiemstra, H., Lunderg, J., Stadler, T., Särkinen, T., & Antonelli, A. (2010) Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330, 927–931.
- Hughes, C. & Eastwood, R. (2006). Island radiation on a continental scale: Exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 103, 10334–10339.
- Isaac, N. J., Jones, K. E., Gittleman, J. L., & Purvis, A. (2005). Correlates of species richness in mammals: body size, life history, and ecology. *The American Naturalist*, 165(5), 600-607.
- Jablonski, D., Roy, K., & Valentine, J. W. (2006) Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science*, 314, 102–106.
- Jablonski, D., Belanger, C. L., Berke, S. K., Huang, S., Krug, A. Z., Roy, K., Tomasovych, A. & Valentine, J. W. (2013) Out of the tropics, but how? Fossils, bridge species, and thermal ranges in the dynamics of the marine latitudinal diversity gradient. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 110(26), 10487–10494.
- Jansson, R., Rodríguez-Castañeda, G., & Harding, L. E. (2013). What can multiple phylogenies say about the latitudinal diversity gradient? A new look at the tropical

- conservatism, out of the tropics, and diversification rate hypotheses. *Evolution*, 67(6), 1741–1755.
- Jenkis, C. N., Pimm, S. L. & Joppa, L. N. (2013) Global patterns of terrestrial vertebrate diversity and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 110(28), E2602–E2610.
- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K., & Mooers, A. O. (2012) The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491(7424), 444–448.
- Judd, W. S., Sanders R. W., & Donoghue, M. J. (1994) Angiosperm family pairs: preliminary phylogenetic analyses. *Harvard Papers in Botany*, 5, 1–51.
- Kennedy, J. D., Wang, Z., Weir, J. T., Rahbek, C., Fjeldså, J., & Price, T. D. (2014). Into and out of the tropics: the generation of the latitudinal gradient among New World passerine birds. *Journal of Biogeography*, 41(9), 1746–1757.
- Lankau, R., Jørgensen, P. S., Harris, D. J., & Sih, A. (2011). Incorporating evolutionary principles into environmental management and policy. *Evolutionary Applications*, 4(2), 315–325.
- Lavergne, S., Mouquet, N., Thuiller, W., & Ronce, O. (2010). Biodiversity and climate change: integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41, 321–350.
- McNeely, J. A., Miller, K. R., Reid, W. V., Mittermeier, R.A. & Werner, T. B. (1990) Conserving the World's biological diversity. International Union for the Conservation of Nature, Gland.
- McKenna, D. D., & Farrell, B. D. (2006) Tropical forests are both evolutionary cradles and museums of leaf beetle diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 103: 10947–10951.
- Médail, F., & Quézel, P. (1999) Biodiversity hotspots in the Mediterranean Basin: setting global conservation priorities. *Conservation Biology*, 13(6), 1510–1513.
- Mittelbach G. G., Schemske D. W., Cornell H. V., Allen A. P., Brown J. M., Bush M. B., Harrison S. P., Hurlbert A. H., Knowlton N., Lessios H. A., McCain C. M., McCune A. R., McDade L. A., McPeck M. A., Near T. J., Price T. D., Ricklefs R. E., Roy K., Sax D. F., Schluter D., Sobel J. M., & Turelli, M. (2007) Evolution and the latitudinal

- diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 10, 315–331.
- Moore, B. R., & Donoghue, M. J. (2007). Correlates of diversification in the plant clade Dipsacales: geographic movement and evolutionary innovations. *The American Naturalist*, 170 (S2), S28-S55.
- Moyle, R. G., Chesser, R. T., Brumfield, R. T., Tello, J. G., Marchese, D. J., & Cracraft, J. (2009) Phylogeny and phylogenetic classification of the antbirds, ovenbirds, woodcreepers, and allies (Aves: Passeriformes: infraorder Furnariides). *Cladistics* 25, 1–20.
- Myers, N. (1989) Threatened biotas: 'hot spots' in tropical forests. *The Environmentalist* 8, 1–20.
- Myers, N. (1990) The biodiversity challenge: expanded hotspots analysis. *The Environmentalist*, 10, 243–256.
- Myers, N. (2003) Biodiversity hotspots revisited. *BioScience*, 53, 916–917.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858.
- Orme, C. D. L., Davies, R. G., Burgess, M., Eigenbrod, F., Pickup, N., Olson, V. A., Webster, A. J., Ding, T., Rasmussen, P. C., Ridgely, R. S., Stattersfield, A. J., Bennett, P. M., Blackburn T. M., Gaston, K. J., & Owens, I. P. F. (2005) Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature*, 436 (7053), 1016-1019.
- Peng, R. D. (2008). simpleboot: Simple Bootstrap Routines. R package version 1.1-3.
- Phillimore, A.B., Freckleton, R.P., Orme, A.D.L., & Owens, I.P.F. (2006). Ecology predicts large-scale patterns of phylogenetic diversification in birds. *The American Naturalist*, 168, 220–229.
- Prendergast, J. R., Quinn, R. M., Lawton, J. H., Eversham, B. C., & Gibbons, D. W. (1993) Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. *Nature*, 365, 335–337.
- Pressey, R. L., Humphries, C. J., Margules, C. R., Vane-Wright, R. I. & Williams, P. H. (1993). Beyond opportunism: key principles for systematic reserve selection. *Trends in Ecology and Evolution*, 8, 124–128.

- Pulliam, H. R. (1988) Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist*, 132,652–661.
- Purvis, A., Orme, C. D., & Dolphin, K. (2003). Why are most species small-bodied? A phylogenetic view. Macroecology: concepts and consequences. In: British Ecological Society Annual Symposia (K.J. Gaston & T.M. Blackburn, eds), pp. 155–173. Blackwell Scientific, Oxford.
- Pyron, R. A., & Wiens, J. J. (2013). Large-scale phylogenetic analyses reveal the causes of high tropical amphibian diversity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280 (1770), 20131622.
- Rabosky, D. L., & Huang, H. (2015). Minimal effects of latitude on present-day speciation rates in New World birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 282(1809), 20142889.
- Rahbek, C., & Graves, G. R. (2001). Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98 (8), 4534-4539.
- Rahbek, C., Gotelli, N. J., Colwell, R. K., Entsminger, G. L., Rangel, T. F. L., & Graves, G. R. (2007). Predicting continental-scale patterns of bird species richness with spatially explicit models. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274 (1607), 165-174.
- Remsen, J. V., Jr. (2003) Family Furnariidae (ovenbirds). Pages 162- 357 in J. del Hoyo, A. Elliott, and D. A. Christie, eds. Handbook of the birds of the world. Vol. 8. Broadbills to tapaculos. Lynx, Barcelona.
- Ricklefs, R. E. (1987) Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science*, 235, 167–171.
- Ricklefs, R. E., & Schluter, D. (1993) Species diversity: regional and historical influences. In: Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives (eds Ricklefs, R.E. & Schluter, D.). University of Chicago Press, Chicago, IL, pp. 350–363.
- Ricklefs, R. E. (2003). Global diversification rates of passerine birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1530), 2285-2291.
- Ricklefs, R. E. (2006). Global variation in the diversification rate of passerine birds. *Ecology*, 87(10), 2468-2478.

- Rolland, J., Condamine, F. L., Jiguet, F., & Morlon, H. (2014). Faster speciation and reduced extinction in the tropics contribute to the mammalian latitudinal diversity gradient. *PLoS Biol*, 12(1), e1001775.
- Roy, K. & Goldberg, E. E. (2007) Origination, extinction and dispersal: integrative models for understanding present-day diversity gradients. *The American Naturalist*, 170, S71-S85.
- Rull, V. (2008) Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary–Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology*, 17, 2722–2729.
- Rull, V. (2011) Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(10), 508–513.
- Skutch, A. F. (1996). Antbirds and ovenbirds. University of Texas Press, Austin.
- Smith, T. B., Bruford M. W. & Wayne, R.K. (1993) The preservation of process: the missing element of conservation programs. *Biodiversity Letters*, 1, 164–167.
- Sokal, R. R., & Rohlf, F.J (1995) *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. Freeman, New York. 887 p.
- Stebbins, G.L. (1974). *Flowering Plants: Evolution above the Species Level*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Stephens, P.R, & Wiens, J. J. (2003) Explaining species richness from continents to communities: the time-for- speciation effect in emydid turtles. *American Naturalist*, 161, 112–128.
- Stotz, D. F., Fitzpatrick, J. W., Parker, T. A., & Moskovits, D. K. (1996) *Neotropical birds: ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Suzuki, R., & Shimodaira, H. (2014). pvclust: Hierarchical Clustering with P-Values via Multiscale Bootstrap Resampling. R package version 1.3-2. <http://CRAN.R-project.org/package=pvclust>
- Virolainen, K. M., Ahlroth, P., Hyvärinen, E., Korkeamäki, E., Mattila, J., Päivinen, J., Rintala, T., Suomi, T., Suhonen, J. (2000) Hot spots, indicator taxa, complementarity and optimal networks of taiga. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267, 1143–1147.

- Vuilleumeir, F, & Simberloff, D. (1980) Ecology versus history as determinants of patchy and insular distributions in high Andean birds. *Evolutionary Biology*, 12, 235-379.
- Wallace, A. R. (1878) *Tropical nature and other essays*. Macmillan, London.
- Williams, P., Gibbons, D., Margules, C., Rebelo, A., Humphries, C., & Pressey, R. (1996). A comparison of richness hotspots, rarity hotspots, and complementary areas for conserving diversity of British birds. *Conservation Biology*, 10 (1), 155-174.
- Willis, J. C. (1922). *Age and area*. Cambridge University Press, Cambridge.



MATERIAL SUPLEMENTARIO

Material Suplementario 1

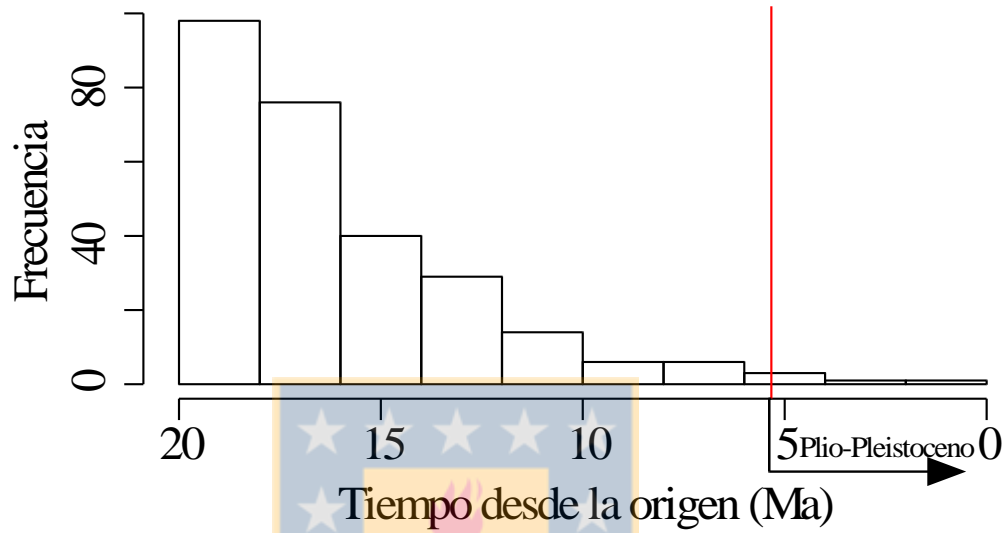


Figura 1S. Histograma de los tiempo de origen de los linajes pertenecientes a la familia Furnariidae. Notar que casi la totalidad de los eventos de diversifiación ocurrieron mucho antes que el periodo Plio-Pleistoceno (periodo demarcado por la linea roja).

